

## DYNAMIQUE DE CERTAINS GROUPEMENTS DE COLLEMBOLLES EN CAMARGUE

par Nicole POINSOT

*Laboratoire de Biologie Animale, Centre Saint-Jérôme,  
Université de Provence \**

Les facteurs qui régissent la vie dans les sols de la Camargue sont l'eau, le sel et la température ; leurs actions combinées déterminent la végétation et, dans beaucoup de cas, la faune. Un excellent exemple de cette influence sur la microfaune du delta, et particulièrement de la sansouire, a été donné par BIGOT (1961). En ce qui concerne les Collembolles, l'auteur note des variations considérables selon les associations et la saison. Il souligne la disparition presque complète des Collembolles en été et : « deux maxima de début de saison : janvier, avril pour l'*A. glauci* ; février, mai pour le *S. fruticosae* ; février, juin pour le *Thero-Brachypodion* ». Il remarque aussi que cette dernière association est de loin le biotope le plus propice aux Collembolles. « C'est la partie de la sansouire la plus favorable à la faune endogée et surtout aux Acariens s.l., Oribates et Collembolles. »

Il était intéressant de voir si, à ces importantes variations quantitatives annuelles dans les populations de Collembolles, générales en pays méditerranéen, correspondaient des variations qualitatives et si elles étaient ou non sous la dépendance des facteurs du milieu.

### I. — LA VEGETATION ET LES MILIEUX ETUDIES

Les divisions phytosociologiques et topographiques, bien tranchées, ont servi au choix des principales stations (carte fig. 1).

#### A) LA RIPISILVE :

Autrefois, elle occupait largement les rives du Grand et du Petit Rhône ; elle est, aujourd'hui, en voie de disparition et ne

---

\* Adresse : Traverse de la Barasse, Marseille 13.

subsiste qu'en lambeaux au bord du fleuve. Ses caractéristiques floristiques sont celles du *Populetum albae*.

La couche humique, de 2 cm d'épaisseur environ, protégée par une épaisse litière de feuilles, recouvre le sable qui est le sol typique de la ripisilve.

Les relevés ont été effectués dans la *ripisilve de l'Esquinau*, près de Salin-de-Giraud.

#### B) LE BOIS DES RIÈGES :

Le bois des Rièges est, en fait, un ensemble de 7 dunes séparées par des passes, fermant le Vaccarès au Sud. Celles-ci, d'origine fluviatile, ont une longueur totale de 8 km, une largeur d'environ 0,5 km et à peine 2 ou 3 m de hauteur. Ce qui frappe, c'est la luxuriance de la végétation, remarquable par le développement des Genévriers rouges, des Smilax, des *Phillyrea* et des Cystes qui constituent un maquis inextricable.

Les relevés ont été effectués dans le troisième bois.

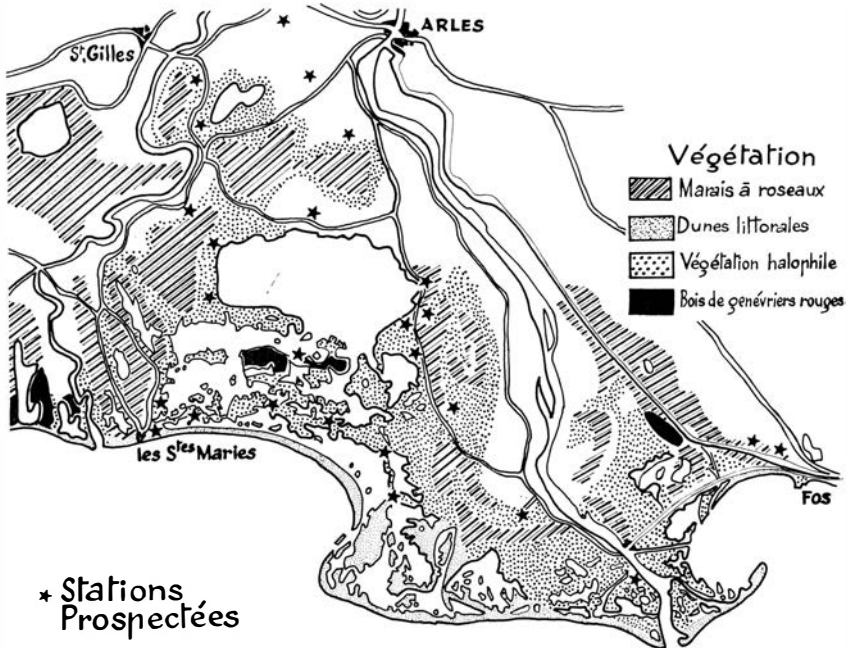


Figure 1. — La Camargue, stations prospectées.

#### C) LES DUNES LITTORALES :

Les dunes du littoral de Camargue comportent des associations disposées parallèlement au rivage. On trouve schématique-

ment, à la base de la dune, un *Agropyretum mediterraneum*, tandis qu'elle est fixée par l'*Ammophiletum arundinaceae*. Les plus célèbres sont celles de Beauduc qui forment un triangle de 6 km de côté et sont continuellement déplacées par le vent. Mais j'ai préféré étudier les dunes qui ceignent l'étang de Batayolles (Montille du Gènois), celle de l'étang de Galabert et des Saintes-Maries-de-la-Mer. Elles sont peut-être moins importantes sur le plan phytosociologique que les dunes de Beauduc, mais, par contre, elles présentent, du fait de leur emplacement près de la digue à la mer, un plus grand intérêt sur le plan microfaunistique. En effet, cette digue figure une ligne de rencontre entre les radeaux, en prolongement des bois de Rièges et le bord de la mer.

#### D) LA SANSOUIRE.

On désigne sous ce nom ces vastes étendues mornes et plates qui occupent 90 % de la surface et ne laissent la place qu'aux marais, mares et à quelques rares fourrés.

En fait, on constate que la végétation, recouvrant le sol, correspond très schématiquement à trois associations d'aspects différents :

— l'*Arthrocnemetum glauci* (photo A, fig. 2) qui dessine une mosaïque. L'association se groupe sous les touffes d'*Arthrocnemum* et, entre celles-ci, on trouve de vastes surfaces complètement dénudées, blanchies par le sel ;

— le *Salicornietum fruticosae* qui a un aspect moutonné (photo B, fig. 2) ;

— le *Thero-Brachypodium* qui forme des pelouses sur des sols basiques et perméables (photo C, fig. 2).

##### 1°) *Arthrocnemetum glauci*

La faune a été prélevée dans deux biotopes recouverts par cette association : le mas Michel et Salin-de-Badon.

Dans ces stations, on trouve toujours les caractéristiques de l'association qui occupe 50 à 60 % de la surface : *Lepturus incurvatus*, *Obione portucaloïdes*, *Hutchinsia procumbens*, *Stenopus divaricatus*.

Celle-ci est remarquable en ce sens qu'elle exclut presque complètement toute espèce non halophile.

##### *Variations de la teneur en eau et en sel :*

Elles ont été suivies au mas Michel, station rarement inondée alors que Salin-de-Badon l'est, tous les ans, pendant trois mois en moyenne.

Le graphique A, fig. 3, montre les variations annuelles de la teneur en eau et en sel du sol prélevé dans la touffe d'*Arthrocnemum* et sur le sol nu voisin.

A



B



C



Figure 2. — Les trois principales associations de la Camargue : A) *L'Arthrocnemetum glauci* - B) Le *Salicornietum fruticosae* - C) Le *Thero-Brachypodium*.

Comme HEURTEAUX (1969), je constate une plus forte concentration en sel dans la touffe que sur sol nu. Par contre, la teneur en eau est inférieure sous l'*Arthrocnemum*, les courbes étant cependant assez parallèles. La concentration en ions  $\text{Cl}^-$  varie dans la station considérée de 12 g/kg en hiver à 24 g en été, tandis que la teneur en eau varie de 30 % à 15 %. La première valeur est nettement plus élevée dans les biotopes inondés en hiver.

### 2°) *Salicornietum fruticosae*

Cette association dont le degré de recouvrement atteint 80 à 95 % a été étudiée dans trois stations : sur la route des salines, au bord d'une mare temporaire, au lieu-dit la « Ruine », et entre Merle et Saliers. Cette association riche en espèces non halophiles a pour caractéristiques floristiques : *Statice bellidifolia*, *Inula crithmoïdes*, *Sueda maritima*, *Juncus subulatus*, *Polygonum maritimum*, *Aeluropus littoralis*.

L'accumulation de végétation, de tiges de Salicornes forme un enchevêtrement sur le sol noirâtre et boueux lorsque les eaux se retirent et on distingue une couche superficielle de 2 à 3 cm d'épaisseur sur le sable.

#### *Variations de la teneur en sel et en eau :*

Celles-ci ont été suivies dans la première station et représentées sur les courbes B, fig. 3. La teneur en ions  $\text{Cl}^-$  varie de 1 à 12 g/kg tandis que, pour l'eau, on a des valeurs à peu près semblables à celles du sol sous l'*Arthrocnemum*.

### 3°) *Le Thero-Brachypodion*

Le pelouse à saladelles croît sur des sols exondés et recouverts de nano-thérophytes.

Caractéristiques floristiques : *Statice limonium*, *Statice virgata*, *Carex chaetophylla*, *Poa bulbosa*.

J'ai étudié les peuplements du *Thero-Brachypodion* dans deux stations : à Fiélouse et sur la route de Merle à Saliers.

#### *Variations de la teneur en sel et en eau :*

Le sol, sous la pelouse, est peu salé ; j'ai noté (courbe C, fig. 3), 2 g/kg. HEURTEAUX donne comme valeur maximale 3 g/kg, mais il fait remarquer que la teneur en eau devient si faible en été que le milieu peut être considéré comme salin.

Dans les trois associations, on constate donc un maximum estival et deux minimums au printemps et en automne, en rapport avec les deux saisons de pluie. Il faut donc toujours associer les teneurs en  $\text{Cl}^-$  et en eau, cette dernière conditionnant la quantité exacte de sel agissant sur les animaux et les végétaux, « une même

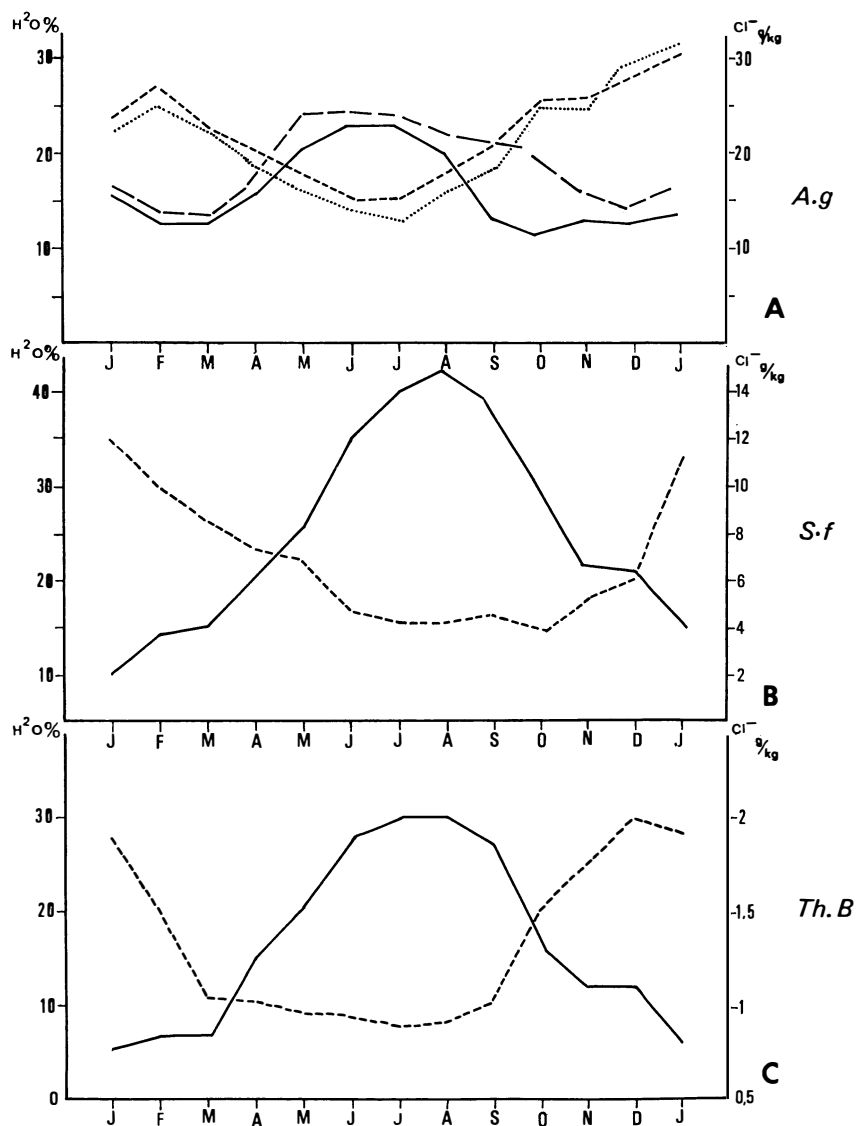


Figure 3. — Variations de la teneur en sel — et en eau ---- sous les trois associations de la sansouire - A) Variations de la teneur en sel sous sol nu — et sous une touffe d'*Arthrocnemum* —. Variations de la teneur en eau sous sol nu ---- et sous une touffe d'*Arthrocnemum* ..... - B) Variations de la teneur en sel et en eau sous le *Salicornietum* - C) Variations de la teneur en sel et en eau sous le *Thero-Brachypodium*.

quantité pondérale de sel correspondant à des concentrations extrêmement différentes selon la quantité d'eau disponible » (MOLINIER et coll., 1964).

TABLEAU I

*Peuplements de Collemboles dans la ripisilve  
et dans la sansouire camarguaise*

Espèces	Ripisilve	<u>Thero-Brachy-</u> <u>podion</u>	<u>Salicornietum</u> <u>fruticosae</u>	<u>Arthocnematum</u> <u>glauco</u>
<i>H. tullbergi</i>				
<i>H. vernalis</i>				
<i>C. armata</i>				
<i>X. maritima</i>				
<i>F. afurcata</i>				
<i>F. mirabilis</i>				
<i>B. parvula</i>				
<i>P. subcrassus</i>				
<i>B. aurantiaca</i>				
<i>L. conjuncta</i>				
<i>N. muscorum</i>				
<i>M. krausbaueri</i>				
<i>M. affinis</i>				
<i>S. quadrispina</i>				
<i>N. ramicuspis</i>				
<i>N. duboscqi</i>				
<i>O. armatus</i>				
<i>O. zschokkei</i>				
<i>O. insubricus</i>				
<i>P. isotoma</i>				
<i>I. trisetosus</i>				
<i>I. productus</i>				
<i>I. s. provincialis</i>				
<i>I. tenuis</i>				
<i>S. navacerradensis</i>				
<i>C. thermophilus</i>				
<i>P. minuta</i>				
<i>B. schötti</i>				
<i>F. quadrioculata</i>				
<i>I. minor</i>				
<i>I. notabilis</i>				
<i>I. antennalis</i>				
<i>I. p. palustris</i>				
<i>I. paucisetosus</i>				
<i>I. fucicola</i>				
<i>E. lanuginosa</i>				
<i>E. nivalis</i>				
<i>E. atrocineta</i>				
<i>O. quinquefasciata</i>				
<i>L. curvicolis</i>				
<i>L. lanuginosus</i>				
<i>L. cyaneus</i>				
<i>H. major</i>				
<i>P. alba</i>				
<i>P. efficiens</i>				
<i>P. octopunctata</i>				
<i>C. albinus</i>				
<i>M. minimus</i>				
<i>S. aquaticus</i>				
<i>S. pumilis</i>				
<i>A. postumicus</i>				
<i>A. acanthophthal.</i>				
<i>S. aureus</i>				
<i>S. elegans</i>				
<i>S. denisi</i>				
<i>A. gallica</i>				
<i>D. saundersi</i>				
<i>D. minuta</i>				

## II. — VARIATION DES GROUPEMENTS EN FONCTION DE LA TENEUR EN EAU ET EN SEL

### 1°) VARIATIONS QUANTITATIVES DES PEUPELEMENTS DE COLLEMBOLS DE LA SANSOIRE :

Le tableau I donne quelques caractéristiques quantitatives des peuplements de Collembols de diverses stations des 3 associations végétales :

- 3 dans l'*Arthrocnemum*,
- 2 dans le *Salicornietum*,
- 2 dans le *Thero-Brachypodium*,
- 1 dans la ripisilve, à titre comparatif.

On constate une nette prédominance du nombre des espèces dans le *Thero-Brachypodium*, observation déjà faite par BIGOT (1961) pour tous les Invertébrés. En effet, la pelouse à saladelles possède 43 des 55 espèces récoltées dans la sansoire et des 70 recensées en Camargue, tandis que les deux autres associations sont nettement moins riches qualitativement. Ces différences se retrouvent sur le plan quantitatif. En effet, les moyennes par décimètre cube de sol prélevé (du mois d'octobre au mois de mai) sont comparables à celles obtenues par BIGOT (1961) (1) : 28 individus dans l'*Arthrocnemum*, 62 dans le *Salicornietum* et 170 dans le *Thero-Brachypodium*. Les mêmes écarts existent au niveau du nombre moyen d'individus (Tableau II), la première association étant toujours la mieux représentée.

TABLEAU II

BIOTOPES	Ripisilve	<i>Thero-Brachypodium</i>	<i>Salicornietum</i>	<i>Arthrocnemum</i>
Nombre d'espèces . . . . .	22	43	35	27
Nombre moyen d'individus par prélèvement ..	227	164	78	33
Nombre moyen d'individus de chaque espèce par prélèvement . . . . .	64	12	6,4	2,6

La richesse qualitative et quantitative du *Thero-Brachypodium* nuance les résultats de HEURTEAUX en ce qui concerne l'influence de la salinité estivale due ici à une teneur en eau excessivement

---

(1) Moyennes calculées d'après les graphiques de l'auteur pour la même période.



faible et non à une concentration des ions chlorures élevée. La grande majorité des Collemboles passe l'été à l'état d'œufs ; il faut admettre que ces derniers ne sont pas sensibles à ce type de sursalure. Par contre, une forte concentration en chlorures, même si la teneur en eau est suffisante, leur est beaucoup plus néfaste. Une confirmation supplémentaire est donnée par les résultats obtenus dans la ripisilve, seul milieu non salé étudié en Camargue ; en effet, sur le tableau I, on constate que le nombre d'espèces y est peu différent de celui de l'*Arthrocnemum*, alors que les nombres moyens de Collemboles et d'individus de chaque espèce par prélèvement sont nettement plus élevés que dans le *Thero-Brachypodium*. Ceci montre qu'il doit y avoir une relation étroite entre la teneur en chlorures et l'importance des populations de Collemboles.

Quatorze espèces sont communes aux trois types de végétation de la sansouire et aucune de ces espèces n'est exclusive des sols salés du delta, mais leur combinaison aboutit à un peuplement original à l'intérieur duquel, en fonction des facteurs sel et eau, vont se différencier de nouveaux groupements.

## 2°) VARIATIONS QUALITATIVES DES PEUPELEMENTS DE LA SANSOIRE.

Le *Thero-Brachypodium* est donc un milieu excessivement varié. Il possède des espèces communes à tout le Midi et d'autres que l'on peut qualifier d'exclusives, comme *P. isotoma* qui n'existe ni dans d'autres stations de Camargue, ni en Provence. On y trouve

TABLEAU III

Espèces	Associations	<i>Thero-Brachypodium</i>	<i>Salicornietum fruticosae</i>	<i>Arthrocnemum glauci</i>
<i>Hypogastrura tullbergi</i> .....		29,6	0,4	0,1
<i>Xenylla maritima</i> .....		17,6	21,3	21,5
<i>Friesea mirabilis</i> .....		5,7	7,2	2
<i>Mesaphorura krausbaueri</i> .....		0,8	9,3	8
<i>Metaphorura affinis</i> .....		11,8	1,8	2
<i>Onychiurus armatus</i> .....		17,5	18,3	10,9
<i>Subisotoma navacerradensis</i> .....		—	11,4	—
<i>Cryptopygus thermophilus</i> .....		2,2	4,5	0,5
<i>Proisotoma minuta</i> .....		—	0,1	6
<i>Folsomia quadrioculata</i> .....		4	0,5	9
<i>Isotoma notabilis</i> .....		2,5	12,4	2,2
<i>Isotomurus palustris palustris</i> ....		18,8	0,9	2,2
<i>Entomobrya lanuginosa</i> .....		8,4	0,6	0,1
<i>Sphaeridia pumilis</i> .....		7,5	2,2	2,5
<i>Sminthurides aquaticus</i> .....		16,5	—	2

aussi des espèces assez répandues en Provence, comme *S. echinatus*, et une espèce rare, *A. acanthophthalmus*, non recensées dans d'autres biotopes camarguais. C'est encore dans ce milieu que se récoltent quatre espèces du genre *Isotomodes*, dont une très rare : *I. tenuis*.

Pour le niveau 0-2 cm, les espèces quantitativement les mieux représentées dans chacune des trois associations, ont les coefficients d'abondance relative moyenne consignés au Tableau III.

Dès le niveau — 2 — 5 cm, on trouve très peu d'espèces représentées par un petit nombre d'individus. Ainsi, en décembre 1967, alors qu'on récolte, à Fiérouse, en surface quinze espèces et 190 individus, au niveau — 2 — 5 cm, on n'obtient plus que les deux espèces *X. maritima* avec 10 individus et *M. affinis* avec 11 individus.

Pendant la saison chaude du mois de juin au mois d'octobre, il y a disparition complète des Collemboles à tous les niveaux.

Le *Salicornietum fruticosae*. Cette association, on l'a vu, a une teneur en sel qui varie de 2 à 6 g/kg en hiver et de 7 à 13 g/kg en été. Sur les 35 espèces récoltées, 23 sont présentes dans le *Thero-Brachypodion*. Parmi les espèces différentes, à noter, dans le genre *Onychiurus*, *O. zschokkei* et *O. insubricus* et, dans les Entomobryens dont le nombre est plus important ici (10 espèces au lieu de 6), *E. nivalis*, *E. atrocincta*, *H. major*, *P. alba* et *P. efficiens* ; *E. lanuginosa* n'est présente que dans le *Thero-Brachypodion* et l'*Arthrocnemetum*. Les espèces les mieux représentées dans le niveau 0-2 cm sont : *X. maritima*, *O. armatus*, *I. notabilis*, *M. krausbaueri*, les deux premières figurant parmi les plus abondantes dans le *Thero-Brachypodion*.

Comme dans la première association, les Collemboles disparaissent en été, saison pendant laquelle la teneur en eau n'est, en moyenne, que de 11 %.

L'*Arthrocnemetum glauci*. Cette association a une teneur en sel, dans les stations étudiées, nettement plus élevée que celle du *Salicornietum*, puisqu'elle atteint les valeurs de 23 g/kg en été. A l'augmentation de ce facteur correspond, comme on vient de le voir, une diminution qualitative et quantitative des Collemboles.

Il faut, en fait, considérer l'*Arthrocnemetum* comme composé de deux milieux différents : les touffes d'*Arthrocnemum* et le sol nu environnant. En effet, c'est dans le premier biotope que se récolte la presque totalité des Collemboles, le sable avoisinant, très compact, n'en comportant que rarement, même en hiver et quel que soit le niveau. Sous les touffes, on ne trouve pas d'animaux à — 2 cm. Cette rareté de la faune endogée avait déjà été observée par BIGOT (1961).

Toutes les espèces, sauf *B. parvula* et *P. octopunctata*, sont présentes dans les deux premières associations. Les plus abon-

TABLEAU IV

Espèces	Stations	Mas Michel	Merle et Saliers	Salin de Badon
<i>Hypogastrura vernalis</i>				
<i>Hypogastrura tullbergi</i>				
<i>Xenylla maritima</i>				
<i>Brachystomella parvula</i>				
<i>Friesea mirabilis</i>				
<i>Neanura muscorum</i>				
<i>Metaphorura affinis</i>				
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>				
<i>Onychiurus armatus</i>				
<i>Cryptopygus thermophilus</i>				
<i>Proisotoma minuta</i>				
<i>Folsomia quadrioculata</i>				
<i>Isotomodes trisetosus</i>				
<i>Isotomodes s. provincialis</i>				
<i>Isotomiella minor</i>				
<i>Isotoma notabilis</i>				
<i>Isotomurus p. palustris</i>				
<i>Isotomurus paucisetosus</i>				
<i>Entomobrya lanuginosa</i>				
<i>Lepidocyrtus curvicolis</i> <sup>1</sup>				
<i>Pseudosinella efficiens</i>				
<i>Pseudosinella octopunctata</i>				
<i>Heteromerus major</i>				
<i>Sminthurides aquaticus</i>				
<i>Sphaeridia pumilis</i>				
<i>Sminthurinus aureus</i>				
<i>Sminthurinus elegans</i>				
<i>Dicyrtomina minuta</i>				

dantes sont *X. maritima*, *O. armatus* et *F. quadrioculata* ; pour les deux premières espèces, les chiffres sont comparables à ceux obtenus dans les autres associations.

C'est dans l'*Arthrocnemum* que l'influence du sel sur les peuplements peut être suivie d'une façon précise. En effet, si l'on compare les populations dans trois stations dont deux sont régulièrement inondées et l'autre exondée depuis quelques années, on constate des différences qualitatives et quantitatives. Ainsi, au mas Michel, la concentration des chlorures est de 23 g/kg en été et de 12 g/kg en hiver, période pendant laquelle on récolte les onze espèces mentionnées dans le tableau IV. Dans la station située entre Merle et Saliers, la nappe phréatique fait baisser la teneur en sel à 8 g/kg en hiver. A cette diminution, correspond un nombre d'espèces plus élevé, comparable à celui de Salin-de-Badon où la teneur en chlorures est la même. Ces trois exemples montrent que le sel joue un rôle primordial sur l'élimination des espèces,

rôle contrebalancé dans une certaine limite par celui de l'eau dont la quantité dans le sol détermine la dilution des ions  $\text{Cl}^-$ . A partir d'un certain seuil de concentration des chlorures, on ne récolte plus aucun Collembole. C'est le cas des souillères (1) de Camargue, inondées presque toute l'année, où se rencontrent seulement les Coléoptères du genre *Bledius* et *Dyschiurus* qui forent des terriers.

Un certain nombre de conclusions peut être tiré de ces observations. Comme je l'avais observé lors de l'étude des peuplements de Collemboles dans les dunes de Beynes (1965-1966), le sel joue un rôle incontestable dans la répartition qualitative et quantitative des Collemboles. Certaines espèces sont éliminées par une teneur en sel importante, mais il semble que passé un seuil, les autres se maintiennent jusqu'à un taux très élevé. En aucun cas, celles qui disparaissent ne sont remplacées par des espèces qui seraient des *halophiles*. On ne peut donc parler, dans les biotopes salés, que d'espèces eurytopes à tendance halophile. Ces constatations sont différentes de celles faites par BIGOT (1961) pour les autres groupes zoologiques. Ainsi, l'auteur a observé qu'il y a d'autant plus de Coléoptères halophiles que la teneur en sel est plus élevée. Par contre, on note une concordance au niveau quantitatif et qualitatif. « Dans la sansouire, le milieu le plus halophile (*A. glauci*) a le moins d'espèces ; le milieu le plus xérique réunit le plus grand nombre d'espèces. »

### 3°) COMPARAISON AVEC LES RÉSULTATS OBTENUS DANS D'AUTRES BIOTOPES SALÉS.

Parmi les auteurs s'étant intéressés aux Collemboles des biotopes salés, on note les travaux d'HANDSCHIN (1926) sur les marais d'Algérie et ceux, plus récents, de PALISSA (1959-1960) près de la Baltique. Le premier ne donne que des inventaires globaux de la faune peuplant les biotopes salés et les milieux environnants. On remarque, parmi les 32 espèces recensées : *Podura aquatica*, *Ballistrura schötti*, *Proisotoma ripicola*, *Isotomurus palustris*, *Sminthurides aquaticus*, qu'il considère comme liées aux bords des eaux pérennes ou temporaires et que l'on récolte aussi dans le Midi.

PALISSA a étudié en détail les Collemboles des plaines salées des régions de Greifswald (Allemagne du Nord, près des côtes de la Baltique), recouvertes par des associations à *Salicornia herbacea*, *Glaux maritima*, *Triglochin maritima*. Les teneurs en sel, dans ces biotopes, varient de 2 à 15 g/kg. L'auteur indique que les espèces les plus abondantes sont *F. quadrioculata*, *M. krausbaueri*, *I. notabilis*, *I. viridis*, *I. minor*, *S. pumilis*. Pour lui, les espèces « hyperédaphiques » et les hémiedaphiques sont

---

(1) « Ce nom est généralement réservé à la vaste plage qui s'étend entre la mer et les premiers Salicornes de la sansouire vraie » (BIGOT, 1961).

dominantes, les couches profondes du sol ne comportant que *M. krausbaueri*. Cette constatation rejoint celle que j'ai faite en Camargue où, au niveau — 5 cm, on ne trouve plus aucun Collembole.

TABLEAU V

*Comparaison entre les peuplements des plaines salées des bords de la Baltique, de la Mer du Nord et de la Camargue*

Espèces	B. N.	C.	Espèces	B. N.	C.
<i>Hypogastrura tullbergi</i>		X	<i>Cryptopygus ponticus</i>		X
<i>Hypogastrura viatica</i>	X		<i>Cryptopygus thermophilus</i>	X	X
<i>Hypogastrura gisini</i>	X		<i>Isotoma notabilis</i>	X	X
<i>Hypogastrura vernalis</i>	X	X	<i>Isotomiella minor</i>	X	X
<i>Ceratophysella armata</i>	X	X	<i>Isotomurus p. palustris</i>	X	X
<i>Ceratophysella denticulata</i>		X	<i>Isotomurus fucicola</i>		X
<i>Xenylla maritima</i>	X	X	<i>Isotomurus paucisetosus</i>		X
<i>Xenylla humicola</i>	X		<i>Isotoma antennalis</i>		X
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>		X	<i>Isotoma sensibilis</i>	X	
<i>Brachystomella parvula</i>	X	X	<i>Isotoma viridis</i>	X	
<i>Anurida remyi</i>	X		<i>Entomobrya nivalis</i>	X	X
<i>Anurida granaria</i>	X		<i>Lepidocyrtus curvicolis</i>	X	X
<i>Anurida tullbergi</i>	X		<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>	X	X
<i>Friesea afurcata</i>		X	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	X	X
<i>Friesea mirabilis</i>	X	X	<i>Pseudosinella alba</i>		X
<i>Lathriopyga conjuncta</i>		X	<i>Pseudosinella halophila</i>	X	
<i>Bilobella aurantiaca</i>		X	<i>Pseudosinella decipiens</i>		X
<i>Neanura muscorum</i>		X	<i>Pseudosinella oetopunctata</i>		X
<i>Onychiurus armatus</i>		X	<i>Willowsia platani</i>	X	
<i>Onychiurus zschokkei</i>		X	<i>Seira domestica</i>	X	
<i>Onychiurus macfadyeni</i>	X		<i>Orchesella quinquefasciata</i>		X
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>		X	<i>Heteromerus major</i>		X
<i>Metaphorura affinis</i>		X	<i>Cyphoderus albinus</i>		X
<i>Neonaphorura duboscqi</i>		X	<i>Megalothorax minimus</i>		X
<i>Neotullbergia ramicuspis</i>		X	<i>Sminthurinus elegans</i>		X
<i>Pseudanurophorus isotoma</i>		X	<i>Sminthurinus aureus</i>	X	X
<i>Isotomodes productus</i>		X	<i>Sminthurides malmgreni</i>	X	
<i>Isotomodes s. provincialis</i>		X	<i>Sminthurides aquaticus</i>		X
<i>Isotomodes tenuis</i>		X	<i>Stenognathellus denisi</i>		X
<i>Isotomodes trisetosus</i>		X	<i>Sphaeridia pumilis</i>	X	X
<i>Froisotoma minuta</i>	X	X	<i>Sminthurus viridis</i>		X
<i>Folsomia quadrioculata</i>	X	X	<i>Dicyrtomina saundersi</i>		X
<i>Ballistrura schötti</i>	X	X	<i>Dicyrtomina minuta</i>		X
<i>Subisotoma navacerradensis</i>		X	<i>Arrhopalites postumicus</i>		X
<i>Subisotoma petiti</i>		X	<i>Arrhopalites acanthophthal.</i>		X

B. N. : plaines salées des bords de la Baltique et de la Mer du Nord.

C. : Camargue.

Le tableau V donne les listes comparatives des animaux récoltés dans le nord de l'Allemagne et en Camargue où l'on constate un nombre beaucoup plus important d'espèces. Parmi les espèces communes aux deux régions, se placent toutes celles qui sont les plus abondantes en Allemagne, exception faite pour *I. viridis*, absente du delta.

Aucune comparaison ne peut être faite sur le plan quantitatif. En effet, sur les bords de la Baltique, il n'y a, à aucun moment, une action contraignante des basses teneurs en eau sur la faune du sol. Ce fait explique l'absence de corrélation entre les facteurs

sel et eau et les variations des populations qui atteignent, dans ces régions, leur maximum d'abondance en mai et en août.

De même, le nombre d'espèces dans ces deux milieux n'est pas comparable. En effet, la Camargue, du fait des conditions défavorables qui y règnent, représente un milieu extrême où l'on rencontre très souvent un nombre important d'espèces avec peu d'individus.

On retiendra donc, comme l'a fait PALISSA, qu'il n'y a pas, dans les plaines salées « qui constituent en réalité des biotopes hétérogènes », d'espèces halophiles ou thalassophiles si l'on excepte *B. schötti* et peut-être, *C. thermophilus* et *X. maritima*. Ces deux dernières espèces ont une trop large répartition, en Provence et dans de très nombreuses régions, pour qu'on puisse les considérer comme telles ; tout au plus, peut-on dire que ce sont des espèces à large amplitude écologique.

#### 4°) COMPARAISON DES PEUPELEMENTS DES BIOTOPES SALÉS AVEC CEUX DES LAISSES D'ÉTENDUES D'EAU DOUCE.

Les étangs doux qui ceignent les Maures, à l'ouest, présentent les mêmes gradations dans les peuplements que les berges des étendues d'eau en Camargue. L'exemple le plus intéressant est celui fourni par l'étang de Bonne-Cougne (près de Gonfaron, Var), qui découvre, à partir du printemps lorsqu'il s'assèche, des laisses où croît *Potamogeton lucens*. Autour de l'étang, se développe une forêt de *Quercus pubescens* très fournie.

Dans les laisses, on trouve : *Mesaphorura krausbaueri*, *Neotullbergia ramicuspis*, *Isotomiella minor*, *Isotomurus palustris palustris*, *Isotomurus paucisetosus* (1), *Lepidocyrtus cyaneus*, *Heteromerus major*, *Sphaeridia pumilis*, *Sminthurides aquaticus*, déjà rencontrées autour des mares temporaires de Camargue.

Par contre, dès qu'on s'éloigne des berges et que l'on se trouve dans des territoires que l'eau n'atteint jamais, on rencontre un cortège faunistique caractéristique de la forêt, avec *X. maritima*, *I. bipunctata*, *I. notabilis*, *F. ksenemani*, qui ne colonise jamais la place laissée vide par le retrait de l'eau à la saison sèche, même si la teneur en eau du substrat est élevée ; seule *I. paucisetosus* (2) se maintient jusqu'à plus de 20 m de bord.

On peut comparer ce peuplement de Collemboles à celui décrit par CASSAGNAU (1961) dans les Pyrénées où il définit une synusie à *I. palustris palustris*, avec comme espèces constantes *O. armatus*, *P. monochaeta* et comme espèces accessoires *C. denticulata*, *C. armata*, *B. parvula*, *F. quadrioculata* et *M. minimus*.

---

(1) Il s'agit en fait d'individus écomorphiques d'*I. p. palustris*.

(2) Il s'agit encore d'individus écomorphiques d'*I. p. palustris*.

De même, RAPOPORT et SANCHEZ en 1963 ont étudié la faune qui peuple les bords des mares temporaires de la région de Bahia-Blanca en Argentine. Les auteurs ont relevé 34 espèces dont 4 propres à l'épineuston : *B. schötti*, *I. palustris*, *Sminthurides* sp. et *Sminthurinus* sp. En s'éloignant des berges, ils relèvent, à côté d'espèces typiquement américaines la présence de *C. armata*, *B. parvula*, *H. manubrialis*, *P. parvulus*, *C. thermophilus*, *P. minuta*, *H. nitidus*, *E. multifasciata*, *S. pumilis* que l'on trouve autour de très nombreuses étendues d'eau dans tous les pays.

Ces auteurs constatent qu'il y aurait, à côté de la faune propre à l'épineuston à exigences écologiques précises, un noyau d'espèces compagnes « cosmopolites » qui, dans certains cas, seraient transportées par les fleuves.

En 1965, PETERSEN a étudié la faune de Collemboles de la réserve de Hansted dans le nord Jutland. Il considère comme inféodées à la surface des eaux : *I. ciliatus*, *S. aquaticus* et *I. palustris*, tandis que dans les laisses d'étangs et de lacs, il a trouvé *H. denticulata*, *I. plumosus*, *A. tullbergi*, *F. quadrioculata*, *T. minor*, *S. viridis*.

TRAVER (1958) qui s'est intéressé aux Oribates des bords des étangs côtiers du Roussillon note que « les laisses abritent une microfaune intéressante constituée par des pionniers venus des biotopes voisins. Le milieu représente une entité écologique suffisante pour qu'on puisse définir une microfaune des laisses ». Il conclut : « Pour des régions géographiques différentes, on peut avoir des espèces différentes, mais, dans son ensemble, il s'agit toujours d'une faune qui, provenant de milieux physiques semblables, conserve son unité écologique. »

### III. — VARIATIONS DES PEUPELEMENTS DE COLLEMBOLLES DANS LA ZONE LITTORALE

Cette séparation entre les peuplements strictement liés à la présence d'étendues d'eau et les peuplements « terrestres », se retrouve dans toute la zone littorale. Un excellent exemple est fourni par la succession des peuplements de Collemboles, du bois des Rièges à la plage des Saintes-Maries. En effet, il existe entre ces deux milieux un certain nombre de biotopes qui permettent de suivre l'évolution des populations (fig. 4).

Le bois des Rièges constitue, on l'a vu, un milieu tout à fait exceptionnel du point de vue de la végétation. Si l'étude floristique a été très fouillée, il n'en a pas été de même de l'étude de la microfaune. On ne peut citer que DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1948) qui a effectué quelques prélèvements dans le bois des Rièges. Il avait été frappé par la texture du sol qui comporte en surface des débris de Génévriers posés sur une corniche blanche (1 cm d'épaisseur), constituée par des spores et des mycelliums recouvrant des débris végétaux sur fond sableux.

Bois des Rièges	Radeaux	Digue	Arthrocnemum	Ammophiletum	Arthrocnemum	Plage
		<i>C. armata</i> <i>X. maritima</i>				
<i>P. suberass.</i>		<i>F. mirabilis</i> <i>B. aurantiaca</i> <i>M. affinis</i> <i>M. krausbaueri</i> <i>C. armatus</i>				
<i>A. laricis</i>		<i>P. stukeni</i> <i>I. s. provincialis</i> <i>I. productus</i> <i>S. petiti</i>				
<i>C. ponticus</i>		<i>C. orientalis</i> <i>A. interstitialis</i> <i>B. schötti</i> <i>F. quadriculata</i>				
<i>I. minor</i>		<i>I. notabilis</i> <i>I. p. palustris</i> <i>M. dollfusii</i> <i>E. lanuginosa</i> <i>E. nivalis</i> <i>L. cyaneus</i> <i>P. efficiens</i> <i>P. wahlgreni</i> <i>S. aureus</i> <i>S. elegans</i> <i>S. denisi</i> <i>V. pumilis</i> <i>A. gallica</i> <i>D. minuta</i>				

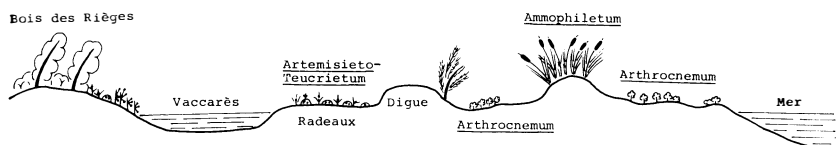


Figure 4. — Evolution quantitative des peuplements de Collemboles de part et d'autre de la digue à la mer, en Camargue.

L'auteur avait récolté pour 1 dm<sup>3</sup> de terre :

« *Xenylla maritima* Tullberg ..... 12 ex.  
*Anurophurus laricis* Nic. .... 1 ex.  
*Subisotoma petiti* Delamare ..... 6 ex.  
*Isotoma pontica* Stach ..... 6 ex. »

Devant une telle pauvreté en microfaune, il avait conclu que le bois des Rièges « offrait un exemple frappant, extrêmement schématique, d'un sol presque mort parce que presque dépourvu de microfaune ».

Dix ans après DELAMARE, j'ai pu effectuer une série de prélèvements dans les Rièges, dans la litière à *Juniperus phoenicea*, à *Phillyrea*, à Cistes, et des plaques de mousses et lichens déjà très sèches. Les nombreux relevés sont assez riches en Collemboles, si l'on tient compte de la date de l'excursion (en mai).

Dans tous les relevés, les espèces étaient peu nombreuses mais bien représentées. J'ai retrouvé, en particulier, les espèces les plus communes en Provence et en Camargue : *Xenylla mari-*



*tima*, *Pseudachorutes subcrassus*, *Metaphorura affinis*, *Metaphorura kransbaueri*, *Isotoma notabilis*, *Isotomiella minor*, *Folsomia quadrioculata*, *Isotomodes productus*, *Subisotoma petiti*, *Lepidocyrtus cyaneus*, *Entomobrya nivalis*, *Sphaeridia pumilis*, *Sminturninus elegans*.

La découverte la plus intéressante demeure la récolte, déjà faite par DELAMARE, de *Cryptopygus* (*Isotoma*) *ponticus* et *Subisotoma petiti* qui, selon l'auteur, témoignent de la présence d'une « ancienne formation à destinée à la fois forestière et méditerranéenne. L'originalité systématique de ces deux éléments indique suffisamment que de telles synusies ne sont plus guère fréquentes aujourd'hui ». DELAMARE ne se doutait pas jusqu'à quel point cette assertion est juste, car je n'ai retrouvé nulle part ailleurs en Camargue, si l'on excepte les radeaux contre la digue de même origine que le bois des Rièges et la montille de la Cabane rouge (1), ces deux espèces, de même que *A. laricis*, absente du relevé cité plus haut. J'ai déjà posé la question de l'origine de l'espèce (considérée comme telle) *C. ponticus*. Lorsqu'on considère l'originalité du bois des Rièges, on voit que la réponse est fort intéressante à connaître. *C. ponticus* est-elle comme *S. petiti*, le témoin d'une ancienne formation forestière ou dérive-t-elle, par un isolement géographique, de *C. thermophilus* ? Il est évident, comme l'a d'ailleurs fait remarquer DELAMARE, que les trois espèces caractéristiques du bois des Rièges ne proviennent pas de la sansouire voisine, de l'autre côté du Vaccarès. En effet, on ne les retrouve jamais dans la pelouse à laquelle, pourtant, les Rièges sont reliés à la saison sèche.

*C. ponticus* et *S. petiti* se récoltent aussi sur les radeaux dérivés du bois des Rièges et dans certaines stations, il existe des populations de *Cryptopygus* dont le nombre d'yeux correspond à *orientalis* (2). 2 des 14 espèces présentes au Bois des Rièges ne se récoltent pas sur les radeaux ; aux 12 autres, s'ajoutent 6 nouvelles dont 2 sont liées à la proximité d'étendues d'eaux saumâtres temporaires et du Vaccarès, *B. schötti* et *I. p. palustris*. Sur la digue, du côté de la mer, on dénombre 29 espèces parmi lesquelles 2 thalassobiontes : *A. interstitialis* et *M. dollfusi*. Dans l'*Arthrocnemum* qui borde la digue, la majorité des espèces se maintiennent, mais leur nombre diminue très rapidement ; dans l'*Ammophiletum*, il n'y a plus que 14 espèces, dans l'*Arthrocnemum* 4 et sur la plage, les deux thalassobiontes.

Cette élimination des espèces en bordure des côtes est générale. C'est ainsi que DELAMARE (1953), dans son étude sur les Collembolés marins de la zone souterraine humide des sables

---

(1) Les travaux de DUBOUL-RAVAZET (1958) permettent de penser que ces deux espèces sont les témoins de l'ancien rivage nettement post-flandrien qui se situait très exactement sur ces montilles.

(2) Espèce mise en synonymie avec *C. thermophilus*.

littoraux, écrit en introduction que ces insectes « appartiennent en réalité à deux contingents bien différents. Un certain nombre d'espèces sont propres à ce milieu et ne s'éloignent jamais... Le deuxième contingent est constitué par la cohorte des espèces qui ne sont pas vigoureusement indisposées par le voisinage du sel. Ce sont, en général, des espèces très largement eurytopes... ».

STRENZKE (1955) s'est, quant à lui, intéressé aux Collembolés des bords de la Baltique. Il indique qu'à côté des quelques espèces thalassobiontes qui sont inféodées au bord de la mer, on trouve beaucoup d'hémiédaphiques thalassophiles et des « indifférentes », « la limite entre ces deux dernières catégories n'étant pas très nette ».

## CONCLUSIONS

Dans les différents milieux en rapport avec la présence d'étendues d'eau, pérenne ou temporaire, douce ou salée, on retrouve toujours le même schéma d'évolution des peuplements de Collembolés. En effet, sur l'eau et sur les bords immédiats, il y a un petit noyau d'espèces strictement inféodées au milieu, mais, du point de vue biogéographique, très largement réparties sur le globe ; en arrière, on rencontre toujours ces quelques espèces auxquelles s'ajoutent une ou deux eurytopes ; plus loin, une seule espèce hygrophile ou thalassobionte se maintient tandis que le nombre des pionniers augmente. Les espèces caractéristiques des milieux environnants ne se retrouvent qu'en retrait.

## RESUME

L'étude de la dynamique des groupements de Collembolés en Camargue met en évidence le rôle des facteurs abiotiques (teneur en eau et en sel). Dans la sansouire, le *Thero-Brachypodion* dont la teneur en sel est très basse est de loin l'association la plus riche qualitativement et quantitativement. Elle possède non seulement des espèces exclusives du delta, mais aussi des espèces « provençales ». Le peuplement de Collembolés du *Salicornietum* plus salé, représente en fait un simple appauvrissement qualitatif et quantitatif par rapport à celui du *Thero-Brachypodion*, puisque toutes les espèces se retrouvent dans la première association. De même, l'*Arthrocnemetum* a un peuplement moins important que les deux premiers. Le sel joue un rôle primordial sur la répartition des Collembolés, rôle contrebalancé par la présence d'étendues d'eau. En effet, les stations de l'*Arthrocnemetum*, situées au bord des mares temporaires, sont un peu plus riches en espèces que celles qui sont constamment exondées. Il n'existe pas de Collembole halophile, mais des espèces eurytopes pouvant supporter des taux de sel très élevés. Ces observations

rejoignent celles faites par PALISSA dans les biotopes salés des bords de la Baltique.

La zonation des peuplements de Collemboles autour des étendues d'eaux saumâtres de Camargue peut s'étendre à tous les milieux inondables et aux zones littorales. La surface et les bords immédiats des eaux sont peuplés par des espèces thalassobiontes ou hygrophiles ; dès qu'on s'en éloigne, en même temps que les premières sont éliminées, les espèces pionniers, en général ubiquistes, apparaissent, les Collemboles caractéristiques des biotopes environnants se maintenant toujours en arrière des zones instables.

### SUMMARY

Study of the dynamics of Collembola groups in the Camargue illustrates well the role of abiotic factors (content of water and salt). In the sansouire, the *Thero-Brachypodium* which has a very low salt content, supports by far the richest association, both in qualitative and quantitative terms. It contains not only exclusively deltaic species, but also so-called « provençales » species. In the more saline *Salicornietum*, the Collembola populations show only a simple impoverishment compared with the *Thero-Brachypodium*. All species found in the *Salicornietum* are also present in the *Thero-Brachypodium*. Similarly, the *Arthrocnemetum* supports lower populations than the other two areas. Salt plays a primary role in the distribution of Collembola, though its effect is somewhat counterbalanced by the presence of stretches of water. In fact, the areas of *Arthrocnemetum* situated at the edge of temporary pools are slightly richer in species than those areas which are never covered by water. Halophilic Collembola are not present but there are eurytopic species which can withstand very high salt concentrations. These observations support those made by Palissa in saline biotopes on the Baltic coast.

The zonation of Collembola populations around the brackish flats in the Camargue may be extended to all inundated and littoral zones. Water surfaces and edges are populated by thalassobiontic or hygrophilic species. As one moves away from these areas, these first species disappear and are replaced by pioneer species, generally ubiquitous in nature, which are characteristic of the neighbouring biotopes which are always present behind the instable zones.

### BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT, L. (1961). — Essai d'écologie quantitative sur les Invertébrés de la sansouire camarguaise. *Thèse Doc. Sci. nat. Marseille*, Centre régional de documentation pédagogique, 140 p.
- COSENS, H.A. (1969). — A preliminary survey of Camargue Collembola. *Entomol. month. magaz.*, 104 : 237-41.

- DELAMARE-DEBOUTEVILLE, C. (1948). — Notes faunistiques sur les Collemboles. VI. Contributions à l'étude biologique de la Camargue. Collemboles nouveaux des bois des Rièges. *Bull. Mus. hist. nat. Marseille*, 8 : 177-82.
- DELAMARE-DEBOUTEVILLE, C. (1951). — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et Milieu, Suppl.*, n° 1 : 1-360.
- DELAMARE-DEBOUTEVILLE, C. (1953). — Collemboles marins de la zone souterraine humide des sables littoraux. *Vie et Milieu*, 4 : 290-319.
- DUBOUL-RAVAZET, C. (1958). — Les dépôts récents du delta du Rhône (Flandrien et actuel). 83<sup>e</sup> Congrès des Soc. Sav. Sec. Sci. : 481-6.
- HEURTEAUX, P. (1962). — L'eau et le sel en Camargue. Position du problème et résultats des premières recherches. *Terre et Vie*, 16 : 11-33.
- HEURTEAUX, P. (1969). — Recherches sur les rapports des eaux souterraines avec les eaux de surface (étangs, marais, rizières), les sols halomorphes et la végétation en Camargue. *Thèse Doct. Sci. nat. Montpellier, C.N.R.S.*, n° 2895, 226 p.
- MOLINIER, R., TALLON, G. (1965). — Etudes botaniques en Camargue. I. La Camargue, pays de dunes. II. Vers la forêt en Camargue. *Terre et Vie*, 19 : 1-192.
- MOLINIER, R., VIANO, J., LEFORESTIER, C., DEVAUX, J.-P. (1964). — Etudes phytosociologiques et écologiques en Camargue et sur le plan du Bourg. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 36 : 3-15.
- PALISSA, A. (1959). — Beiträge zur Ökologie und Systematik der Collembolen von Salzwiesen, 1 Teil, *Dtsch. entomol. Z.*, 4 : 274-321.
- PALISSA, A. (1960). — Beiträge zur Ökologie und Systematik der Collembolen von Salzwiesen, 2 Teil, *Dtsch. entomol. Z.*, 4 : 357-413.
- PALISSA, A. (1969). — Untersuchungen zur Apterygotenfauna der Insel Hiddensee. *Wissensch. Z. Ernst Moritz mathnaturwissensch. Reihe*, 18 : 41-52.
- PETERSEN, H. (1965). — The Collembola of the Hansted Reserve, Thy, North Jutland, Taxonomy, Ecology. *Entomol. Medd.*, 30 : 313-95.
- POINSOT, N. (1965). — Sur la biologie des Collemboles liés aux eaux saumâtres en Camargue. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 38 : 109-20.
- RAPOPORT, E.H., SANCHEZ, L. (1963). — On the Epineuston or the superaquatic Fauna. *Oikos*, 14 : 96-109.
- SCHUSTER, R. (1962). — Das marine Litoral als Lebensraum terrestrischer Kleinarthropoden. *Internation. Rev. Gesellsch. Hydrobiol.*, 47 : 359-412.
- STRENZKE, K. (1955). — Thalassobionte und thalassophile Collembola. *Tierwelt der Nord und Ostsee*, 36, 11 : 1-52.
- TRAVE, J. (1958). — Quelques remarques sur la microfaune des laisses d'étangs. 83<sup>e</sup> Congrès Soc. Sav. Sec. Sci. : 611-8.
- WOOD, T.G. (1970). — Micro-arthropods from soils of the arid zone of Southern Australia. *Search*, 1, 2 : 75.